

УДК 576.895.122 : 594.3 : 591.113

**ВЛИЯНИЕ ТРЕМАТОДНОЙ ИНВАЗИИ
И ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЙ СРЕДЫ
НА СОДЕРЖАНИЕ АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ
В ГЕМОЛИМФЕ ПРЕСНОВОДНЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ
(GASTROPODA, PULMONATA)**

А. П. Стадниченко, Т. И. Жабровец, Н. Н. Козакевич

У *Lymnaea stagnalis* и *Planorbarius corneus*, инвазированных партенитами трематод, содержание аскорбиновой кислоты в гемолимфе статистически достоверно повышается при заражении их спороцистами и редиями, содержащими «зрелые» церкарии при высокой интенсивности инвазии. В случаях очень тяжелой инвазии, когда защитные реакции организма хозяев подавляются паразитами, уровень содержания аскорбиновой кислоты в гемолимфе не повышается. В условиях фенольной интоксикации и при голодании концентрация аскорбиновой кислоты в гемолимфе моллюсков понижается. У зараженных особей этот процесс протекает стремительнее.

Концентрация аскорбиновой кислоты в гемолимфе *Lymnaea stagnalis* и *Planorbarius corneus* колеблется в пределах от 0.15 до 56.62 мг% и подвержена экологической и сезонной изменчивости. При высокой интенсивности инвазии партенитами трематод, содержащими зрелые церкарии, уровень содержания аскорбиновой кислоты в гемолимфе моллюсков повышается, что свидетельствует о развитии защитного процесса в организме хозяев. В случаях очень тяжелой инвазии, когда эти реакции оказываются подавленными, а также при высокой интенсивности заражения статистически достоверных сдвигов в содержании аскорбиновой кислоты не имеется. Под воздействием фенола концентрация аскорбиновой кислоты в гемолимфе зараженных и свободных от инвазии особей понижается. У инвазированных моллюсков это вызывается действием более низких концентраций токсиканта. Голодание сопровождается сначала повышением содержания аскорбиновой кислоты в гемолимфе моллюсков, а затем неуклонным понижением его уровня. Причем у зараженных особей максимальные значения показателя отмечаются позже, а сублетальные концентрации — ранее, чем у незараженных животных.

Одним из показателей степени напряженности обменных процессов в организме животных, а также сопротивляемости его действию патогенных факторов, является содержание в нем аскорбиновой кислоты. Некоторые сведения по влиянию трематодной инвазии на концентрацию аскорбиновой кислоты в гемолимфе пресноводных моллюсков приведены ранее (Стадниченко и др., 1979) и дополнены результатами настоящего исследования.

В условиях возрастающего антропогенного воздействия на природные экосистемы актуальным становится изучение реакции на них различных организмов. Как известно, моллюски некоторых популяций характеризуются высокой интенсивностью и экстенсивностью заражения, что не может не сказаться на их устойчивости по отношению к воздействиям экстремальных условий среды. Нами исследована роль голодания и фенольной интоксикации на содержание аскорбиновой кислоты в гемолимфе пресноводных моллюсков, инвазированных партенитами трематод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал: 608 экз. *Planorbarius corneus* и 187 экз. *Lymnaea stagnalis*, собранных в 1966, 1977—1978 и 1982 гг. в водоемах Житомирской обл. — в р. Тетерев (с. Заречаны) и в ряде водоемов Белковской осушительной системы (с. Ставище), а также в пруду лесопарка «Погулянка» (г. Львов). Зараженность моллюсков партенитами трематод устанавливали при их вскрытии. Видовую принадлежность паразитов определяли на живом материале. У *P. corneus* обнаружены партениты *Cotylurus cornutus* (Rud.), а у *L. stagnalis* — *Cercaria stagnalis* (Zdun). Содержание аскорбиновой кислоты в гемолимфе и тканях гепатопанкреаса хозяев определяли экспресс-методом (Пушкина, 1963). Всего выполнено 795 биохимических анализов. Экстремальные условия создавали голоданием и внесением в воду фенола. При постановке токсикологического эксперимента моллюсков сериями по 15—45 экз. помещали на 48 ч в емкости с растворами фенола (100 и 400 мг/л), приготовленными на дехлорированной водопроводной воде (предварительное отстаивание в течение суток). Раствор токсиканта меняли через 24 ч. Температуру воды поддерживали на уровне 19—20°.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованием установлено, что концентрация аскорбиновой кислоты в гемолимфе свободных от заражения моллюсков колеблется в очень широких пределах (от 0.15 до 56.62 мг. %). У особей одного и того же вида, обитающих в неодинаковых по условиям водоемах, наблюдаются существенные различия в содержании аскорбиновой кислоты в гемолимфе. У *P. corneus*, собранных в ноябре 1977 г. в р. Тетерев (с. Заречины) в биотопе песчано-илистых донных отложений со слабым развитием водной растительности, в гемолимфе выявлено всего лишь 2.69 ± 0.20 мг% аскорбиновой кислоты (Стадниченко и др., 1979). Это в 13 раз меньше ($P > 99.9\%$), чем у особей того же вида, добытых в ноябре 1982 г. из неглубоких и сильно заросших, частично пересыхающих канав Белковской осушительной системы (с. Ставище). Следовательно, отмечается экологическая изменчивость названного показателя.

Т а б л

Содержание аскорбиновой кислоты (мг%) в гемолимфе пресноводных

Время сбора	Инвазия	n	lim	$\bar{x} \pm m_x$
<i>Lymnaea</i>				
Апрель 1982 г.	Нет*	22	24.71—56.62	39.36 ± 1.91
	Партениты <i>Cercaria stagnalis</i>	15	24.71—52.64	35.80 ± 1.99
<i>Planorbarius</i>				
Ноябрь 1977 г.	Нет	68	0.42—7.55	2.69 ± 0.20
	Партениты <i>Cotylurus cornutus</i> с выходящими из них зрелыми церкариями	58	0.42—7.55	3.57 ± 0.25
Февраль 1978 г.	Нет	16	0.83—7.58	4.13 ± 0.60
	Партениты <i>C. cornutus</i> с зародышевыми шарами и незрелыми церкариями	34	0.42—11.23	4.42 ± 0.54
Март 1978 г.	Нет	66	0.44—7.88	2.28 ± 0.23
	Партениты <i>C. cornutus</i> с зародышевыми шарами и незрелыми церкариями	31	0.44—5.25	2.32 ± 0.26
Ноябрь 1982 г.	Нет*	17	22.65—43.24	34.85 ± 1.79
	Партениты <i>C. cornutus</i> с выходящими из них зрелыми церкариями	23	27.79—42.72	38.15 ± 1.13

П р и м е ч а н и е. Отмеченные звездочкой данные использованы в качестве контроля при постановке

Концентрация аскорбиновой кислоты в гемолимфе моллюсков подвержена также сезонной изменчивости. На примере *P. corneus* из р. Тетерев (с. Заречаны) установлено (Стадниченко и др., 1979), что зимой у этих животных содержание аскорбиновой кислоты в 1.5 раза выше, чем осенью, и в 1.8 раза выше, чем весной. Мы расцениваем это как проявление защитного процесса, направленного на повышение сопротивляемости организма моллюсков действию неблагоприятных температурных условий среды.

При невысокой интенсивности заражения число очагов поражения и их объем невелики. Незначительной является поэтому и степень некротического распада инвазированных органов. В таких случаях статистически достоверных сдвигов в содержании аскорбиновой кислоты в гемолимфе хозяев не наблюдается. Это отмечено нами на примере *L. stagnalis* из водоемов Белковской осушительной системы (с. Ставище), инвазированных немногочисленными и небольшими по размерам спороцистами *Cercaria stagnalis* (табл. 1). Следовательно, вредное воздействие паразитов на хозяев в этих случаях ограничивается поражениями местного характера, не влекущими за собой нарушений гомеостаза.

При тяжелой инвазии воздействие партенит трематод на уровень содержания аскорбиновой кислоты в гемолимфе хозяев не всегда однозначно. Оно обусловлено совокупным действием ряда факторов, среди которых немаловажная роль принадлежит степени активности паразитов и напряженности защитных реакций хозяев.

Высокая интенсивность инвазии сопровождается статистически достоверными изменениями содержания аскорбиновой кислоты в гемолимфе моллюсков преимущественно в случаях заражения их партенитами трематод, содержащими зрелые церкарии, что наблюдается с поздней весны до ранней осени, т. е. когда и моллюски, и их паразиты ведут активный образ жизни. Так, у *P. corneus*, зараженных спороцистами *Cotylurus cornutus* с выходящими из них церкариями (р. Тетерев, с. Заречаны), концентрация аскорбиновой кислоты в 2.3 раза превышает таковую у незараженных животных (3.57 ± 0.25 против 2.69 ± 0.20 мг%; $P=99.5\%$). У моллюсков, инвазированных партенитами с зародышевыми шарами или незрелыми церкариями, такая зараженность преобла-

и ц а 1

моллюсков в норме и при инвазии партенитами трематод

σ	V	Коэффициент Стьюдента	Степень достоверности различий, в %	Место сбора
<i>stagnalis</i>				
8.94	22.7	1.3	78.4	Водоемы Белковской осушительной системы (с. Ставище) То же
7.72	21.6			
<i>corneus</i>				
2.78	61.0	2.8	99.5	Р. Тетерев (с. Заречаны) То же
1.93	54.0			
2.47	59.5	0.4	31.1	» »
3.13	71.0			
1.89	83.0	0.1	8.0	» »
1.42	61.2			
6.31	18.1	1.6	87.0	Водоемы Белковской осушительной системы (с. Ставище) То же
4.55	11.9			

токсикологического эксперимента.

Т а б л и ц а 2
Изменение содержания аскорбиновой кислоты (мг%)
в гемолимфе *Planorbarius corneus*, инвазированных партенитами
Cotylurus cornutus, при голодании
(n=105)

Инвазия	lim	$\bar{x} \pm m_x$	σ	v
В первые сутки				
Нет	0.11—2.47	1.15 ± 0.28	1.17	99.4
Есть	0.34—1.61	1.25 ± 0.92	1.85	96.3
Через 7 суток				
Нет	0.56—2.02	1.32 ± 0.12	0.50	38.3
Есть	0.22—2.92	1.49 ± 0.50	1.00	67.3
Через 12 суток				
Нет	0.11—2.91	1.27 ± 0.10	0.68	53.8
Есть	0.56—3.11	2.24 ± 0.28	1.74	77.5
Через 27 суток				
Нет	0.11—2.02	0.71 ± 0.18	0.42	59.2
Есть	0.89—2.36	1.43 ± 0.87	0.56	38.9
Через 58 суток				
Нет	0.22—2.12	0.71 ± 0.13	0.47	65.9
Есть	0.56—0.67	0.62 ± 0.11	0.15	24.6
Через 74 суток				
Нет	0.22—0.90	0.49 ± 0.17	0.41	83.6

дает у моллюсков в зимнее-ранневесеннее время, когда хозяева находятся в анабиотическом состоянии, а паразиты их также неактивны, статистически достоверные сдвиги по интересующему нас показателю отсутствуют.

Таким образом, при высокой интенсивности инвазии вредное воздействие паразитов на хозяев носит уже не местный, а общий характер. В зараженных особях развивается общий патологический процесс, охватывающий различные стороны их жизнедеятельности и сопровождающийся многообразными нарушениями гомеостаза внутренней среды организма. Полагаем, что повышение содержания аскорбиновой кислоты в гемолимфе зараженных особей является одним из проявлений защитных реакций хозяев, направленной на приспособление к новым условиям — наличию паразитов путем стабилизации гомеостаза, так как всякое повреждение в живом организме вызывает реакцию, направленную на восстановление поврежденной ткани, на восстановление ферментативных процессов и постоянства внутренней среды организма, выработанную в процессе эволюции и свойственную данному виду (Гордиенко, 1964).

Возрастание концентрации аскорбиновой кислоты в гемолимфе зараженных моллюсков связано с мобилизацией ее резервов из тканей различных органов.

Т а б л
Влияние фенольной интоксикации на содержание аскорбиновой кислоты (мг%)

Моллюск	Инвазия	100 мг/л			
		n	lim	$\bar{x} \pm m_x$	
<i>Lymnaea stagnalis</i>	Нет	43	12.87—35.22	25.31 ± 0.70	
	Партениты <i>Cercaria stagnalis</i>	32	15.95—35.22	23.67 ± 0.19	
<i>Planorbarius corneus</i>	Нет	37	29.85—38.09	33.84 ± 1.11	
	Партениты <i>Cotylurus cornutus</i>	42	29.32—37.06	33.62 ± 0.83	

Так, у *P. corneus* (пруд лесопарка «Погулянка», г. Львов), зараженных партенитами *Xiphidiocercaria* sp. I и *Xiphidiocercaria* sp. II, содержание аскорбиновой кислоты в тканях гепатопанкреаса составляет (Стадниченко, 1968) $161.10 \pm \pm 14.18$ и 135.50 ± 27.94 мг% соответственно ($P > 99.9\%$). На подобное сокращение запасов аскорбиновой кислоты в гепатопанкреасе инвазированных моллюсков указывает также Гладунко (1970). Полагают (Jablonowski e. a., 1964), что это обусловлено не столько потреблением аскорбиновой кислоты паразитами, сколько использованием ее хозяином для обеспечения защитного процесса.

При очень тяжелой инвазии, когда резистентность хозяина оказывается недостаточной, чтобы противостоять таковой паразита, и защитные реакции его подавляются, повышение концентрации аскорбиновой кислоты в гемолимфе моллюсков не отмечается. Мы наблюдали это, например, у *P. corneus* из водоемов Белковской осушительной системы (табл. 1) при инвазии партенитами *Cotylurus cornutus*.

На первых этапах голодания отмечается некоторое повышение содержания аскорбиновой кислоты в гемолимфе подопытных животных. Концентрация ее в этот период достигает своих максимальных показателей у незараженных животных на 7-е, а у зараженных — на 12-е сут от начала эксперимента (табл. 2). При этом наивысшие значения показателей превышают исходные у незараженных особей на 15, а у инвазированных — на 79 %. В дальнейшем, однако, наряду с падением уровня общего метаболизма наблюдается постепенное неуклонное понижение содержания аскорбиновой кислоты в гемолимфе. Оно протекает неодинаково у незараженных и зараженных животных. У первых из них на 27-е сут эксперимента концентрация аскорбиновой кислоты понижается до 0.71 ± 0.18 мг% и в течение последующих полутора месяцев поддерживается гомеостатическими системами организма на близком к этому уровне. У зараженных *P. corneus* за этот же период содержание аскорбиновой кислоты в гемолимфе резко снижается, достигая на 58-е сутки голодания уровня 0.62 ± 0.11 мг ± 0.11 мг %, который для зараженных животных является сублетальным. Свободные от инвазии моллюски сохраняют жизнеспособность даже при более низком значении этого показателя (0.49 ± 0.17 мг %) и значительно дольше, чем инвазированные.

Постановкой токсикологического эксперимента установлено, что под воздействием фенола понижается содержание аскорбиновой кислоты в гемолимфе как незараженных, так и инвазированных партенитами трематод моллюсков. Это свидетельствует об угнетении защитных реакций у этих животных, обусловленном токсикантом. При невысокой интенсивности заражения фенольная интоксикация оказывается одинаково неблагоприятной как для инвазированных, так и для незараженных животных. Так, статистически достоверное снижение содержания аскорбиновой кислоты, вызванное действием фенола (100 мг/л), наблюдается и у незараженных *L. stagnalis* из водоемов Белковской осушительной системы, и у особей, инвазированных спороцистами *Cercaria stagnalis* ($P > 99.9\%$).

При высокой интенсивности инвазии зараженные и незараженные моллюски по-разному реагируют на одни и те же концентрации фенола. Например, свободные от инвазии *P. corneus* (Белковская осушительная система) не реагируют на небольшие концентрации этого токсиканта (100 мг/л), и содержание аскорбиновой кислоты в гемолимфе животных сохраняется в пределах нормы (табл. 3).

и ц а 3

в гемолимфе моллюсков в норме и при инвазии партенитами трематод

100 мг/л			400 мг/л				
	σ	V	n	lim	$x \pm m_x$	σ	V
100 мг/л	4.62	18.25	×	×	×	×	×
	6.00	25.30	×	×	×	×	×
	6.76	19.97	45	11.33—33.46	27.13 ± 1.07	7.21	26.57
	5.43	16.15	30	11.33—33.48	35.50 ± 1.70	10.05	41.74

Статистически достоверное понижение концентрации этого вещества в гемолимфе незараженных *P. corneus* отмечается при концентрации фенола 400 мг/л ($P > 99.9\%$). У моллюсков, зараженных спороцистами *Cotylurus cornutus*, подобная реакция обнаруживается при гораздо меньшей концентрации токсиканта — 100 мг/л ($P = 97\%$). Это свидетельствует о том, что инвазированные особи значительно чувствительнее к воздействию фенола, чем неинвазированные.

Л и т е р а т у р а

- Г л а д у н к о И. И. О содержании витамина С в печени моллюсков, пораженных сангвиниколами (*Sanguinicola inermis* Plehn, 1905). — В кн.: Вопросы рыбохозяйственного освоения и санитарно-биологического режима водоемов Украины. Ч. I. Киев, 1970, с. 109—110.
- Г о р д и е н к о А. Н. Общие закономерности развития патологического процесса. Ростов, изд-во Ростовск. мед. ин-та, 1964. 171 с.
- П у ш к и н а Н. Н. Биохимические методы исследования. М., Медгиз, 1963. 394 с.
- С т а д н и ч е н к о А. П. О некоторых нарушениях обмена веществ у пресноводных брюхоногих моллюсков, инвазированных личинками трематод. — В кн.: Моллюски и их роль в экосистемах. Л., 1968, с. 80—81.
- С т а д н и ч е н к о А. П., Б е р е з ю к Н. Н., К о р д о н е ц Н. П., О г о р о д н и к О. В. Изменение содержания аскорбиновой кислоты в гемолимфе *Planorbis corneus* при инвазии парthenитами *Cotylurus cornutus*. — В кн.: Матер. науч. конф. Всес. о-ва гельминтол. Вып. 31. М., 1979, с. 133—137.
- J a b l o n o w s k i L., S r e p e l s k i L., T a r c z y ŋ s k i S. Studies on the vitamin balance in parasitic infections. — Acta parasitol. Polon., 1964, vol. 12, p. 209—213.

Житомирский пединститут

Поступило 13 V 1983

THE EFFECT OF TREMATODE INFECTION AND EXTREME CONDITIONS OF THE ENVIRONMENT ON THE ASCORBIC ACID CONTENT IN THE HAEMOLYMPH OF FRESHWATER GASTROPODS (GASTROPODA, PULMONATA)

A. P. Stadnichenko, T. I. Schabrovetz, N. N. Kozakevitch

S U M M A R Y

In *Lymnaea stagnalis* and *Planorbis corneus* infected with parthenites of trematodes the ascorbic acid content in haemolymph increases at their infection with sporocysts containing mature cercariae at high intensity of infection. At high infection intensity when host's protective reactions are inhibited by parasites the level of ascorbic acid content in haemolymph does not increase. Under conditions of phenol intoxication and starvation the concentration of ascorbic acid in haemolymph of molluscs decreases. In infected individuals this process develops more swiftly.